动 物 学 研 究 2001, Apr. 22 (2): 146~153 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

综述

鸟类能量学的学科结构及其发展

张晓爱 赵 亮 康 玲
(中国科学院西北高原生物研究所 西宁 810001 lzhao@mail.nwipb.ac.cn)

摘要：从学科结构、发展简史及种群能量学3个方面介绍鸟类能量学的研究进展。学科结构主要按生理学和生态学两种透视法相对应的种群能量学和生态能量学来划分。发展简史包括鸟类能量学的诞生、发展及我国鸟类能量学的研究现状。种群能量学着重介绍研究范畴、个体代谢率、不同活动的能当量、繁殖能学、每日能耗（DEE）及种群和群落能流等的研究进展。

关键词：鸟类；能量学；代谢率；每日能耗；能量流
中图分类号：Q148，Q958.1 **文献标识码**：A **文章编号**：0254-5853(2001)02-0146-08

能量在生物系统中起着两种重要作用。一方面，它是高度有序的生物群体结构与物理-化学环境系统繁衍和维持所必须的资源；另一方面，它又是有机体所处物理学环境的重要特征。因为任何能动力决定着生物实体的温度和所有生命基本形式生化反应的速率和稳定性（Walsberg，1983）。而早在20世纪30年代，著名的种群遗传学家费舍尔（Fisher）就曾表达过他富有远见的思想（Ricklefs，1996）："运用能量测定来比较有机体之间的生态学、生理学、行为学及生活史的特征关系，以揭示生命本质。"因此，生物能量学（bioenergetics）从诞生起就赋予特殊的含义：作为解决生物学根本问题——适应与进化的一种研究手段和联系各学科之间的桥梁。近30年来，尤其以鸟类为研究对象的"鸟类能量学"已有了长足的发展，一直走在研究的前沿。目前，鸟类能量学的研究已进入把能量与有机体的结构和功能以及其他因素相联结，并与进化的适合度相联结，甚至与群落的组织相关联的综合性的新阶段。现将作者对该学科发展的点滴认识分为学科结构、发展简史（包括国内研究进展）和鸟类能量学的基本问题予以介绍，望能抛砖引玉，并与国内同行共勉。

1 能量学的学科结构——2种透视法

由于生理学家和生态学家各自的出发点和研究角度不同，能量学的研究基本上分为生理学和生态学两种透视法。但是，由于不同学者观察问题的方法和所处时代不同，对学科的定义和划分也有一定差异。Walsberg（1983）将生理学家关注的部分归结为"热调节生理学"（thermoregulatory physiology）；将生态学家关注的部分归结为"生态能量学"（ecological energetics）。前者强调个体水平上的体温调节、能量获取、处理及分配机制，这些机制如何受系统发生、年龄、性别行为及环境因子的制约。后者强调环境对个体、种群、群落及生态系统水平上能流的因果关系和进化机制。二者之间通过个体水平各种状态的代谢率来联系，并作为评价生物群体能量需求的基础。生理学家感兴趣的少数能学机制已被结合到更广泛的种群和群落的研究中。

另外，为了把能量与进化结合起来考虑问题，Wiens & Farmer（1996）将能量学分成种群能量学（population energetics）和生态能量学2种手段。前者把个体水平的能量摄入和代谢过程结合到种群和群落生态学的能流系统中。把种群或群落的总能量

收稿日期：2000-10-16
基金项目：国家自然科学基金资助项目（39270097；39670126）

需求作为个体能学、种群密度或种群统计学的一个函数。生态能量学是检验与个体年龄、性别、形态学及不同行为对策相联系的能量分配方式的进化结果。把能量作为“货币”用于设计种群或群落对食物资源的需求，包括能学对种群生物学家感兴趣的问题的应用。这些问题涉及性别的适应意义、生活史的进化、行为的分配、繁殖的权衡（trade-off）、婚姻系统及觅食对策等，这些都是必须与适合度（能量货币）结合起来理解的问题。为了更加直观地表现这两种学科之间的关系，现将一种代表有机体使用的环境资源丰富度和能量摄入与分配结果之间联结的资源系统概念模型示于图 1。

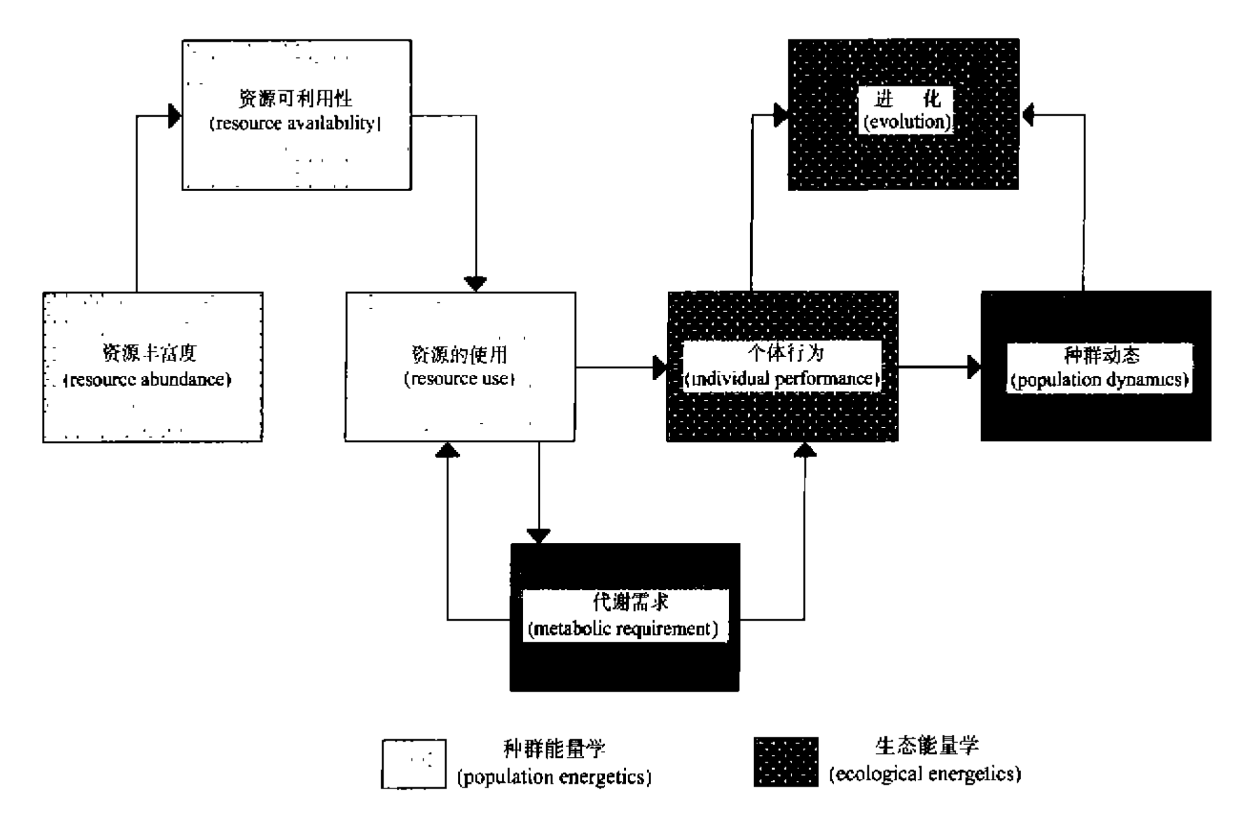


图 1　种群能量学和生态能量学的研究范畴和关系示意图（仿 Wiens & Farmer, 1996）
Fig. 1　The foci of population energetics and ecological energetics (after Wiens & Farmer, 1996)

在这个模型中，种群能量学的范畴由个体代谢与使用资源的结合，再扩展到种群。生态能量学是代谢与个体活动（如适合度）之间的联结，最终落实在种群动态和进化上。二者之间可看成是一种资源系统。由于 Wiens & Farmer（1996）的分类方法较新，所以笔者将按他们的结构系统来叙述。

2　发展简史

2.1　鸟类能量学的诞生

美国著名鸟类学家 Kendeigh（1939, 1949）有关莺鹪鹩（*Troglodytes aedon*）和英国家麻雀（*Passer domesticus*）年周期能耗的研究报道是鸟类能量学方面最早和较早的论文，另外，Brody（1945）发表了关于家养动物的《生物能量学》专著，影响颇大，同时也宣告了生物能量学的正式诞生。后来，Kleiber 于 1961 年发表了涉及代谢、生长及繁殖的《生命之火》的著作，进一步揭示了能量在生命中的意义。他们富有远见的思想为能量学的理论和方法奠定了基础，这 3 位学者也被誉为本学科的先驱。该阶段是生理能量学（physiological energetics）的起步阶段，它把能量看作个体水平上的热生理学特征来研究。这期间研究最多的是关于体温调节的机制问题（Lasiewski & Dawson, 1967）。70 年代中期，为庆祝美国 NULL 鸟类俱乐部成立一百周年，几位最有影响力的鸟类学家从不同角度总结了鸟类能量学研究的几个重要方面，并分别作了专题报告。首先 King（1974）作了关于鸟类能学的生态学意义、时间和能量资源的季节分

配模式的报告。报告澄清了有关基本概念，对影响能量预算的因子作了精辟地分析和方法上的归类与限定，进一步明确了能量学的研究意义、目的、手段等基本问题。在这次会上，Ricklefs（1974）关于鸟类繁殖能量学的测定方法和结果的报告引人注目。此外，Calder（1974）和Tucker（1974）在会上分别作了关于身体大小的能学结果和自然状态下鸟类飞翔能量需求的测定方法的报告。其后，编辑出版的《鸟类能量学》为该学科的发展提供了较系统的理论和方法，成为该学科发展的第一座里程碑。

2.2 鸟类种群能量学的兴起

由于国际生物学计划（IPB）的启动，以种群和群落能量需求为目的的种群能量学（ecological energetics）也同时发展起来。美国著名鸟类生理学家Kendeigh *et al*.（1977）就为该计划的能学研究制定了原理和方法。Wiens & Innis（1973，1974）、Wiens & Nussbaum（1975）、Wiens & Scott（1975）分别研究了北美草地、森林鸟类群落及海鸟的种群生物能量流并为此设计了建模方法。此后，对鸟类活动的时间－能量预算的研究迅速发展起来。

2.3 生态能量学的诞生和发展

早在20世纪20年代初期，第一个检验能量与自然选择之间关系的学者Lotka指出：进化的方向应该受有机体处理能量的能力的深刻影响（Maurer，1996）。他认为具备更有效处理能量能力的个体比那些能力较差的个体易获得较多比例的资源，因此，按照Lotka的观点，进化引导有机体向逐步增加有效和迅速利用能量的能力的方向发展。于是，自然选择就可解释为使“稳定形式持续”的能量学原理。此后，有机体单位时间内获得和处理能量的速率就成为能量学研究的重要方向之一。60～70年代中期，随着进化生态学的发展，Cody于1966年提出窝卵数进化与能量分配原理的问题，从而使能量学成为研究生活史进化问题的一种手段。到了80年代，Charlesworth认为生态能量学应以研究种群和群落的进化为目标，将能量的运行与进化的适合度（fitness）联系在一起作为一个整体来考虑（Ricklefs，1996）。接着愈来愈多的生物学家认识到能量控制进化的问题，逐渐重视能量需求与消费的因果关系，尤其集中强调不同活动时间－能量与体组织分配方式“价”和“益”的评价。当研究从描述机制发展到用进化的观点解释能量的分配阶段，现代能量学分析的目的则扩大到探索种群消耗与繁殖率和存活率的关系问题（即试图寻求能量和机体的结构与功能的各元素之间的连接及与进化的适合度甚至与群落组织之间的关系）（Gessaman，1987）。

为了从进化关系上认识能量学，目前鸟类学家正考虑能量运行的变化如何影响个体的适合度。因为能量摄入和消耗统一体现了机体生命的各个方面，它的变化与生命实体的食谱能量、营养需求、时间分配及身体表面积等所有方面密切相关。科学家们认为描述这种关系的最好方法是自然选择的最优化原理。因此，实际上生物学家面临的挑战是要解决能量运行本身在进化的最优化过程中起什么作用。《鸟类能量学》出版20年后的1996年，由Carey主编的《鸟类能量与营养生态学》问世，该书陈述了2种透视方法，总结了这期间的最新研究进展，阐述了新思想和新概念，是该学科发展的又一座里程碑，标志着该学科走向成熟。

2.4 我国鸟类能量学的研究现状

我国鸟类能量学研究起步较晚，力量较弱，并多集中在热调节的生理学方面。从70年代开始，在研究鸟类的静止代谢率（钱国桢和王培潮，1977；李世纯和刘炳谦，1978；李世纯等，1979；王培潮和章平，1986；钱国桢和徐宏发，1986a；吴锡谋和林伟春，1988）、幼鸟体温调节（卢欣和刘焕金，1987；杨荷芳和刘喜悦，1982）及耗氧量（吴锡谋和李德文，1987）等热生理能量学方面取得了一定成果。另外，陆健健（1987）也作了有利于我国鸟类能学发展的“能量生态学”的专题综述。

从80年代起，笔者开展了高原鸟类能学的研究。为了估算高寒草甸生态系统中通过鸟类群落的能量流，测定了高寒草甸鸟体能含量的季节变化（张晓爱，1982），研究了几种鸟的代谢率，如高山岭雀（*Leucosticte brandti*）静止状态下的耗氧量（邓合黎等，1986）和笼养条件下的生存代谢率（钱国桢等，1983）。还测定几种鸟的标准代谢率（邓合黎和张晓爱，1990）及探讨幼鸟发育的热调节机制（邓合黎和张晓爱，1991a，b，c；张晓爱和邓合黎，1994）。上述研究得出以下几点初步结果：①高山岭雀的生存代谢率（EMR）以相同速率随温度的变化而变化，但比静止代谢率（RMR）高21%。②比较5种常见雀形目鸟类的标准代谢

率可看出，越适应的种类代谢率越低，如树麻雀（*Passer montanus*）这类外来种的代谢率最高。因此认为基础代谢率的高低可能与种群对环境的适应程度有关。③比较同一地区3种不同营巢方式的小型晚成性幼鸟，从变温型到恒温型的变化速度表现出2种不同的模式，角百灵（*Erremophila alpestris*）和褐背拟地鸦（*Pseudopodoces humilis*）为渐进型（3～5天的转变期），黄嘴朱顶雀（*Acanthis flavirostris*）为骤变型（只有1天的转变期），其原因可能与鸟体大小及营巢环境有关（张晓爱和邓合黎，1995）。另一方面，作者还测定了不同生活史阶段，如卵成分（张晓爱等，1988）、产卵（邓合黎和张晓爱，1991c）、生长能耗（邓合黎和张晓爱，1991a，b）及育幼阶段的时间分配（张晓爱和邓合黎，1991a，1994）。这些研究结果将为计算每繁殖对在繁殖季节的DEE及种群和群落水平能量结果的重要依据。另外，由于受国际IBP的影响，生态系统生态学的研究在我国兴起，给生态能量学的发展创造了机遇，如周立（1986）在鸟类群落能流方面所作的初步尝试。以上这些成绩均可归到种群能量学范畴。

在生态能量学方面，笔者将鸟类能量分配与繁殖对策的进化联系起来，将高寒草甸雀型目鸟类按不同的营巢环境分成地面开放巢（如角百灵）、灌丛开放巢（如黄嘴朱顶雀）及洞穴封闭巢（如褐背拟地鸦）3种类型。由于它们的繁殖环境不同，其响应对策也不同。根据它们繁殖开始时间、窝卵数、生长率及食物的可利用性等特性不同，初步提出以角百灵为代表的逐步投资对策和以褐背拟地鸦为代表的一次投资对策的假设。并进一步分析认为，形成这2种进化对策的选择压分别是天敌和食物的可利用性（张晓爱和邓合黎，1991b）。

实际上，繁殖对策不同，是由于繁殖投入不同。下一步需要检验这2种鸟的繁殖价、繁殖投入（reproductive effort）及双亲投资（parental investment）等问题。

3 目前鸟类能量学的研究进展

为了明确起见，目前鸟类能量学的研究进展情况也按种群能量学和生态能量学来叙述，本文只涉及种群能量学部分，生态能量学将会在以后发表的论文中论述。

种群能量需求的计算包括综合个体的能量需要，种群数量、结构及动态的信息。因此，个体能学资料是计算种群能学的基础。种群能学不能直接测定，只能由种群中典型个体的能量需求来代替。随机选择不涉及年龄、性别和大小的个体的能量需求。这种需求也可用代谢与体重的幂函数方程计算。而最简单的方法是：典型个体平均能量需求乘以种群数量。如果要反映生态学的真实情况，还需考虑种群结构和动态。另外，种群能量需求也可采用物种的食谱信息与各种食物项目的能含量相结合来计算食物消耗率。这类模型包括繁殖季节变化和幼鸟加入到种群后与食物消耗的季节变化2个亚模型。种群能学模型是通过计算机模拟并有效地结合个体代谢和能量需求、种群结构和动态信息，显示种群能量需求如何随时间和温度、活动对能量的影响结果，种群数量和结构的变化而变化。这样的模型由Wiens & Iinnis（1974）、Winer & Glowacinski（1975）及Furness（1978，1981）设计，并加以应用。例如，Wiens & Dyer（1975）用这种方法研究了紫翅椋鸟（*Agelaius phoeniceus*）种群能耗。用同样方法对不同种的计算就可扩展到群落水平和系统水平。主要研究的问题如下：

3.1 热调节响应的能学性质

热调节的能学性质研究主要集中在个体代谢率变化上。包括从人工控制下的基础代谢（BMR）、静止代谢率（RMR）到半自由状态的生存代谢率（EMR）和全自由生活的代谢率，即野外代谢率（FMR）的研究（Lasiewski & Dawson，1967；Dawson，1982；Dawson *et al*.，1985，1992；Daan *et al*.，1990），以及身体大小与时间－能量的关系（Walsberg，1978；Kozlowski & Weiner，1997）、基础代谢率和野外代谢率之间的关系（Koteia，1991；邓合黎等，1991）的研究。

3.2 不同活动的能当量

如飞翔的能价（Utter & LeFebvre，1970；Pennycuick，1975；Rayner，1979；Flint & Nagy，1984；Tatner & Bryant，1986；Nnorberg，1995）、其他运动能耗（Heglund *et al*.，1982；Bennett & Harvey，1987）、迁徙（Pennycuick，1969；Smith *et al*.，1986；Blem，1990；Lindström & Piersma，1993）、换羽（King，1981；Lindström & Piersma，1993）等及生活史不同阶段的能耗（Newton，1978；King，1981；Bryant *et al*.，1985；Williams & Nagy，1984；Weathers & Sullivan，1993）作为测定每日能耗（DEE）的成分，其研究发展非常

迅速。

3.3 繁殖能学

繁殖能学主要包括卵成分及其形成过程的能量分配(Ricklefs, 1977; Ricklefs & Montevecchi, 1979; Sotherland & Rahn, 1987; 张晓爱等, 1988; Arnold, 1991)、亲鸟孵卵期间的能耗(Haftorn, 1978; Walsberg & King, 1978a, b; Davis *et al*., 1984; Brown, 1988; Brummerman & Reinertsen, 1991)、胚胎发育过程中能量转化和分配(Nice, 1962; Rahn & Ar, 1980; Rahn & Hammel, 1982; Rahn *et al*., 1985; Metcalfe *et al*., 1981; Vleck *et al*., 1979, 1980; Hamilton, 1985; Adams, 1992; Op de Hipt & Prinzinger, 1992)及雏鸟生长能耗(Wakely, 1978; Ricklefs *et al*., 1980; Roby, 1991; 邓合黎和张晓爱 1991a; Weathers, 1992; Drent *et al*., 1992)等活动。根据这些成分计算鸟类繁殖的总能量需求(Hails & Bryant, 1979; Weathers & Nagy, 1980)。

3.4 每日能耗(DEE)及测定方法

生态学家把能学的主要问题集中在如何正确评价自由生活状态下每日能耗(DEE)及其组分上。然而,如何准确地计算它,却是一个十分困难的问题。于是探索研究方法,就成为当务之急。因此,80年代在一系列方法上进行了改进和比较,尤其是比较自由生活鸟类DEE的测定方法和结果(Walsberg, 1978, 1983; Weathers & Nagy, 1980)。一致认为双标水(DLW)技术应作为测定自由生活鸟类的野外代谢率(FMR)的标准方法(Nagy, 1975, 1987)。

因为在实际环境中的温度变化与实验室的人工环境完全不同,为了准确计算DEE,必须测定鸟与其所处物理环境的热交换关系。Bakken(1980, 1992)设计了有效温度(Te)和标准有效温度等一系列参数和拟电学模型。Walsberg & King(1978a, b)详细研究了"鸟—巢—环境"之间的热交换关系,提出成鸟孵卵时并不付出额外能量的观点。这类型的研究也使时间-能量预算法(TEB)的准确性大大提高(Weathers *et al*., 1984)。Walsberg于1983年对该阶段的发展作了较为系统的阐述。

除了上述提到的种群和群落能流的研究外,Yodzis(1984)和Higashi *et al*.(1993)也都在种群能量学的基础上为生态系统的能流研究提出了新方法和新概念。另外,由于越来越多的人对生物能量学问题产生了极大的兴趣,从生物-化学和物理学的角度诠释能量在生物系统中的作用、过程的方法也颇流行,如Garby & Larsen(1995)的专著《Bioenergetics》就是最新的例子,也将对鸟类能量学的发展有极其重要的借鉴作用。因篇幅限制,生态能量学部分的研究进展将在下篇介绍。

参 考 文 献

Adams N J, 1992. Embryonic metabolism, energy budgets, and cost of production of King Penguin *Aptenodytes patagonicus* and Gentoo Penguin *Pygoscelis papua* eggs[J]. *Comp. Biochem. Physiol.*, **A101**: 497-503.

Arnold T W, 1991. Intraclutch variation in egg size of American Coots[J]. *Condor*, **93**: 19-27.

Bakken G S, 1980. The use of standard operative temperature in the study of the thermal energetics of birds[J]. *Physiol. Zool.*, **53**: 108-119.

Bakken G S, 1992. Measurement and application of operative and standard operative temperatures in ecology[J]. *Am. Zool.*, **32**: 194-216.

Bennett P M, Harvey P H, 1987. Active and resting metabolism in birds; allometry, phylogeny and ecology[J]. *J. Zool.*, **213**: 3363.

Blem C R, 1990. Avian energy storage[J]. *Curr. Ornithol.*, **7**: 59-113.

Brown C R, 1988. Energy expenditure during incubation in four species of sub-Antarctic Burrowing Petrels[J]. *Ostrich*, **59**: 67-70.

Brummerman M, Reinertsen R, 1991. Adaptation of homeostatic thermoregulation: comparison of incubating and non-incubating Bantam hens[J]. *J. Comp. Pysiol.*, **B161**: 133-140.

Bryant D M, Hails C J, Prys-Jones R, 1985. Energy expenditure by free-living Dippers (*Cinclus cinclus*) in winter[J]. *Condor*, **86**: 177-186.

Calder W A, 1974. Consequences of body size for avian energetics[A]. In: ed Paynter R A. Avian Energetics[M]. Cambridge: Nuttall Ornith. Club.

Cody M L, 1966. A general theory of clutch size[J]. *Evolution*, **20**: 174-184.

Daan S, Masman D, Groenewold A, 1990. Avian basal metabolic rates: their association with body composition and energy expenditure in nature[J]. *Am. J. Physiol.*, **259**: R333-R340.

Davis S D, Williams J B, Adams W J *et al*, 1984. The effect of egg temperature on attentiveness in the Belding's Savannah Sparrow[J]. *Auk*, **101**: 556-566.

Dawson W R, 1982. Evaporative losses of water by birds[J]. *Comp. Biochem. Physiol.*, **71A**: 495-509.

Dawson W R, Buttemer W A, Carey C, 1985. A reexamination of the metabolic response of House Finches to temperature[J]. *Condor*, **87**: 242-427.

Dawson W R, Carey C, Van't Hot T J, 1992. Metabolic aspects of shiver-

ing thermogenesis in passerines during winter[J]. *Ornis Scand*.23: 381－387.

Deng H L, Zhang X A, 1990. Standard metabolic rate in several species of passerine birds in alpine meadow[J] *Acta Zoologica Sinica*. 36 (4): 377－384 [邓合黎,张晓爱,1990.高寒草甸几种雀型目鸟类的标准代谢(SMR).动物学报,36(4):377～384.]

Deng H L, Zhang X A. 1991a. Energetics of growth in nestling Long-billed Calandra Lark[J]. *Zoological Research*. 12(2): 175－180. [邓合黎,张晓爱,1991a.长嘴百灵生长能学的研究.动物学研究,12(2):175～180]

Deng H L. Zhang X A, 1991b. Studies on the growth energetics in nestling Horned Larks[J]. *Alpine Meadow Ecosystem*, 3: 189－197. [邓合黎,张晓爱,1991b.角百灵雏鸟生长能学的研究.高寒草甸生态系统,3:189～197.]

Deng H L. Zhang X A. 1991c. Accumulation and allocation of energy for Horned Lark in the egg-forming process[J]. *Acta Biologica Plateau Sinica*. 10: 125－134. [邓合黎,张晓爱,1991c.角百灵卵形成过程中能量的积累和分配.高原生物学集刊,10:125～134.]

Deng H L, Zhang X A. Lin M, 1991. The developments of metabolic intensity and thermoregulation in nestlings of Horned and Long-billed Calandra Larks[J]. *Acta Biologica Plateaa Sinica*, 10: 135－142. [邓合黎,张晓爱,林 鸣,1991.角百灵和长嘴百灵雏鸟的代谢和体温调节机制的发育.高原生物学集刊.10:135～142.]

Deng H L, Zhang X A, Qian G Z. 1986. Relation of oxygen consumption to ambient temperature on Brandt's Mountain Finch[J] *Acta Biologica Plateau Sinica*. 5: 115－122 [邓合黎,张晓爱,钱国桢,1986.高山岭雀(*Leucosticte brandti*)的耗氧量与环境温度的关系.高原生物学集刊.5:115～122]

Drent R H. Klaassen M, Zwaan B, 1992. Predictive growth budgets in terns and gulls[J]. *Ardea*. 80: 5－17.

Flint E N. Nagy K A, 1984. Flight energetics of free living Sooty Terns [J]. *Auk*. 101: 288－294.

Furness R. 1978. Energy requirements of seabirds communities: a bioenergetics model[J]. *J. Anim. Ecol*. 47: 39－53.

Furness R, 1981. Estimating the food requirements of seabird and seal population and their interactions with commercial fisheries and fish stocks[A]. In: Cooper J. Proceedings of the Symposium on Birds of the Sea and Shore[C]. African Seabird Group. Cape Town. 1－13.

Garby L. Larsen P S. 1995. Bioenergetics: Its Thermodynamic Foundations [M] London: Cambridge University Press. 5－25.

Gessaman J A, 1987. Energetics[A]. In: Giron B A. Raptor Management Techniques Manual[M]. Washington, DC: National Wildlife Federation, 289－320.

Haftorn S, 1978. Energetics of incubation by the Goldcrest *Regulus regulus* in relation to ambient air temperature and the geographical distribution of the species[J]. *Ornis Scand*., 9: 22－30.

Hails C J. Bryant D M, 1979. Reproductive energetics of a free-living bird [J]. *J. Anim. Ecol*., 48: 471－482.

Hamilton K L, 1985. Metabolism of barn owl eggs[J]. *Am. Mid. Nat*., 114: 209－215.

Heglund N C. Fedak M A. Taylor C R *et al*. 1982. Energetices and mechanics of terrestrial locomotion. Ⅳ. Total mechanical energy changes as a function of speed and body size in birds and mammals[J]. *J. Exp. Biol*. 97: 57－66.

Higashi M B. Patten B. Burns T, 1993. Network trophic dynamics: the modes of energy utilization in ecosystem[J]. *Ecol. Model*., 66: 1－42.

Kendeigh S C. 1939. The relation of metabolism to the development of temperature regulation in birds[J]. *J. Expt. Zool*., 82: 419－438.

Kendeigh S C. 1949. Effect of temperature and season on energy resources of the English Sparrow[J]. *Auk*, 66: 113－127.

Kendeigh S C, Dolnik V R. Gavrilov V M, 1977. Avian energetics[A]. In: Pinowski J, Kendeigh S C. Granivorous Birds in Ecosystems[M] London: Cambridge Univ. Press. 127－204.

King J R. 1974. Seasonal allocation of time and energy resources in birds [A]. In: Paynter R A Jr. Avian Energetics[M]. Massachusetts: Publ. Nuttall. Ornith. Club. 4－54.

King J R, 1981. Energetics of Avian Molt[C]. Proc. Int. Ornithol. Congr. 17th., 312－317.

Kleiber M, 1961. The Fire of Life[M]. New York: Wiley

Koteja P, 1991. On the relation between basal and field metabolic rates in birds and mammals[J]. *Functional Ecology*, 5: 56－64.

Kozlowski J, Weiner J, 1997. Interspecific allometries are by-products of body size optimization[J]. *Am. Nat*., 149: 352－380.

Lasiewski R C, Dawson W R, 1967. A re-examination of the relation between standard metabolism rate and body weight in birds[J]. *Condor*, 69: 13－23.

Li S C, Lin B Q, 1978. Cold-resistance and thermoregulation of nestling Eastern Great Reed Warblers *Acrocephalus arundinaceus* [J]. *Acta Zoolgica Sinica*, 24(3): 251－253. [李世纯,刘炳谦,1978 大苇莺雏鸟的耐寒性及体温调节.动物学报,24(3):251～253.]

Li S C, Lin B Q, Lin X Y, 1979. The development of thermoregulation in the nestling of Tree Sparrows *Passer montanus* [J]. *Acta Zoolgica Sinica*. 25(4): 359－370. [李世纯.刘炳谦,刘喜悦,1979.麻雀雏鸟体温调节的发育.动物学报,25(4):359～370.]

Lindstrom Å, Piersma T. 1993. Mass changes in migrating birds: the evidence for fat and protein storage re-examined[J]. *Ibis*, 135: 70－78.

Lu J J, 1987. Energy ecology Ⅰ: Introduction[J]. *Chinese Journal of Ecology*. 6(3): 59－63. [陆健健,1987.能量生态学(一):绪论 生态学杂志,6(3):59～63.]

Lu X, Liu H J, 1987. The thermoregulation of nestlings of the Yellow Bittern *Ixobrychus sinensis*[J]. *Sichuan Journal of Zoology*. 6(4): 22－23. [卢 欣,刘焕金,1987.自然条件下黄斑苇鸭雏鸟体温调节的观测.四川动物.6(4):22～23.]

Maurer B A, 1996. Energetics of avian foraging[A]. In: Paynter R A. Avian Energetics[M]. Cambridge: Nuttall. Ornith. Club.

Metcalfe J, McCutcheon I E, Francisco D L *et al*. 1981. Oxygen availability and growth of the chick embryo[J]. *Respir. Physiol*., 46: 81－88.

Nagy K A. 1975. Water and energy budgets of free-living animals: measurement using isotopically labeled water[A]. In: Hadley N F. Environmental Physiology of Desert Organisms[M]. Pennsylvania: Dowden. Hutchinson & Ross. 227－245.

Nagy K A, 1987. Field metabolic rate and food requirement scaling in mammals and birds[J]. *Ecol. Monogr*., 57: 111－128.

Newton I, 1978. The temperatures, weights and body composition of molting Bullfinches[J]. *Condor*, 70: 323－332.

Nice M M, 1962. Development of Behavior in Precocial Birds[M]. New York: Trans. Linn. Soc. 8: 1－211.

Norberg U M, 1995. How a long tail and changes in mass and wing shape affect the cost for flight in animals[J]. *Functional Ecol*., 9: 48－54.

Op de Hipt E, Prinzinger R, 1992. Embryogenese des energiestoffwechsels bei der Amsel *Turdus merula*[J]. *J. Orn* 33: 82－86.

Pennycuick C J, 1969. The mechanics of bird migration[J]. *Ibis*, 111: 525－556.

Pennycuick C J, 1975 Mechanics of flight[A]. In: Farner D S, King J R. Avian Biology[M]. New York: Academic Press. 1－75.

Qian G Z, Wang P C, 1977. Preliminary observation on the development of thermoregulation mechanism of some bird species[J] *Acta Zoolgica Sinica*, 23(3): 212－218. [钱国桢,王培潮,1977.鸟类恒温机制建立的初步观察.动物学报,23(3):212～218.]

Qian G Z, Xu H F, 1986. Molting and resting metabolic rates in the Common Teal *Anas crecca* and the Shoveller *Anas clypeata*[J]. *Acta Zoolgica Sinica*, 32(1): 68－73. [钱国桢,徐宏发,1986.绿翅鸭和琵嘴鸭的换羽及其静止代谢率.动物学报.32(1):68～73.]

Qian G Z, Zhang X A, Ye Q Z, 1983. Effect of temperature on energy balance of the Mountain Finch[J]. *Acta Ecologica Sinica*. 3(2): 157－164. [钱国桢,张晓爱,叶启智,1983.温度对高山岭雀能量平衡

的影响.生态学报,3(2):157~164.]

Rahn H, Ar A, 1980. Gas exchange of the avian egg: time, structure and function[J]. Amer. Zool., 20:477-484.

Rahn H, Hammel H T, 1982. Incubation water loss, shell conductance, and pore dimensions in Adelie Penguin eggs[J]. Polar Biol., 1:91-97.

Rahn H, Southerland P R, Paganelli C V, 1985. Interrelationships between egg mass and adult body mass and metabolism among passerine birds[J]. J. Orn., 129:263-271.

Rayner J M V, 1979. A new approach animal flight mechanics[J]. J Exp Biol., 80:17-54.

Ricklefs R E, 1974. Energetics of reproduction in birds[A]. In: Paynter Jr R A. Avian Energetics[M]. Massachusetts: Nuttall Ornithological Club. 152-292.

Ricklefs R E, 1977. Composition of eggs of several bird species[J]. Auk, 94:350-356.

Ricklefs R E, 1996. Avian energetics, ecology, and evolution[A]. In: Carey C. Avian Energetics and Nutritional Ecology[M]. Chapman & Hall. 1-31.

Ricklefs R E, Montevecchi W A, 1979. Size, organic composition and energy content of North American Gannet Morus bassanus eggs[J]. Comp. Biochem. Physiol., A64:161-165.

Ricklefs R E, White S C, Cullen J, 1980. Energetics of postnatal growth in Leach's Storm-Petrel[J]. Auk, 97:566-575.

Roby D D, 1991. Diet and postnatal energetics in convergent taxa of plankton-feeding seabirds[J]. Auk, 108:131-146

Smith N D, Goldstin D L, Bartholomew G A, 1986. Is long-distance migration possible for soaring hawks using only stored fat[J]. Auk, 103:607-611.

Sotherland P R, Rahn H, 1987. On the composition of bird eggs[J]. Condor, 89:48-65.

Tatner P, Bryant D M, 1986. Flight cost of a small passerine measured using doubly labeled water: implications for energetics studies[J]. Auk, 103:169-180

Tucker V A, 1974. Energetics of natural avian flight[A]. In: Paynter R A. Avian Energetics[M]. Cambridge: Nuttall. Ornith. Club. 152-292.

Utter J M, LeFebvre E A, 1970. Energy expenditure for free flight by the Purple Martin (Progne subis)[J]. Comp. Biochem. Physiol., 35:713-719.

Vleck C M, Hoyt D F, Vleck D, 1979. Metabolism of avian embryos: patterns in altricial and precocial birds[J]. Physiol. Zool., 52:363-377.

Vleck C M, Vleck D, Hoyt D F, 1980. Patterns of metabolism and growth in avian embryos[J]. Am. Zool., 20:405-416.

Wakely J S, 1978. Activity budgets, energy expenditures, and energy intakes of nesting Ferruginous Hawks[J]. Auk, 95:667-676.

Walsberg G E, 1978. Brood size and the use of time and energy by the Phainopepla[J]. Ecology, 59:147-153.

Walsberg G E, King J R, 1978a. The heat budget of incubating Mountain White-crowned Sparrows (Zonotrichia leucophrys orlantha) in Oregon[J]. Physiol. Zool., 51:92-103.

Walsberg G E, King J R, 1978b. The energetic consequences of incubation for two passerine species[J]. Auk, 85:644-655.

Walsberg G E, 1983. Avian ecological energetics[A]. In: Farner D S, King J R, Parkes K C. Avian Biology[M]. New York: Academic Press. 161-220.

Wang P C, Zhang P, 1986. Resting metabolic rates and homeothermic level of different aged Common Quails Coturnix coturnix[J]. Journal of East China Normal University (Natural Science), 4:108-112 [王培潮,章 平,1986.不同龄期鹌鹑的静止代谢率及恒温水平.华东师范大学学报(自然版),4:108~112.]

Weathers W W, 1992. Scaling nestling energy requirements[J]. Ibis, 134:142-153.

Weathers W W, Nagy K A, 1980. Simultaneous doubly labeled water (3HH18O) and time budget estimates of daily energy expenditure in Phainopepla nitens[J]. Auk, 97:861-867.

Weathers W W, Sullivan K A, 1993. Seasonal patterns of time and energy allocation by birds[J]. Physiol. Zool., 66:511-536.

Weathers W W, Buttemer W A, Hayworth A M et al, 1984. An evaluation of time-budget estimates of daily energy expenditure in birds[J]. Auk, 101:457-472.

Weiner J, Glowacinski Z, 1975. Energy flow through a bird community in a deciduous forest in southern Poland[J]. Condor, 77:233-242.

Wiens J A, Dyer M I, 1975. Simulation modeling of Red-winged Blackbird impact on grain crops[J]. J. Appl. Ecol., 12:63-82.

Wiens J A, Farmer A H, 1996. Population and community energetics[A]. In: Carey C. Avian Energetics and Nutritional Ecology[M]. Chapman & Hall. 497-526

Wiens J A, Innis G S, 1973. Estimation of energy flow in bird communities. Ⅱ. A simulation model of activity budgets and population bioenergetics[A]. In: Proc. 1973 Summer Computer Simulation Conference, Montreal. California: Simulation Councils, INc. La Jolla. 739-752.

Wiens J A, Innis G S, 1974. Estimation of energy flow in bird communities: a population bioenergetics model[J]. Ecology, 55:730-746.

Wiens J A, Nussbaum R, 1975. Model estimation of energy flow in northwestern coniferous forest bird communities[J]. Ecology, 55:547-561.

Wiens J A, Scott J M, 1975. Model estimation of energy flow in Oregon coastal seabird populations[J]. Condor, 77:439-452.

Williams J B, Nagy K A, 1984. Daily energy expenditure of savannah sparrows: comparisons of time-energy budget and doubly-labelled water estimates[J]. Auk, 101:221-229.

Wu X M, Li D W, 1987. The determination of the oxygen consumption rate of domestic ducks[J]. Chinese Journal of Zoology, 2:28-33. [吴锡谋,李德文,1987.家鸭耗氧量的测定.动物学杂志,2:28~33.]

Wu X M, Lin W C, 1988. The basic metabolic rate and estimation of daily energy consumption in the domestic ducks[J]. Chinese Journal of Zoology, 6:15-18. [吴锡谋,林伟春,1988.家鸭的基础代谢率及其每日能量消耗的估计.动物学杂志,6:15~18.]

Yang H F, Liu X Y, 1982. Seasonal changes in the chemical thermoregulation and adaptation in the Tree Sparrow Prsser momtanus and the Yellow-breasted Bunting Embeiza aureola[J]. Acta Ecological Sinica, 2(4):390. [杨荷芳,刘喜悦,1982.麻雀及黄胸鹀化学体温调节的季节变化及其适应性研究.生态学报,2(4):390.]

Yodzis P, 1984. Energy flow and the vertical structure of real ecosystems[J]. Oecologia, 65:86-88.

Zhang X A, 1982. Calorimetric studies on the birds in an alpine meadow[J]. Alpine Meadow Ecosystem, 1:129-143. [张晓爱,1982.高寒草甸鸟体热值及其季节变化.高寒草甸生态系统,1:129~143.]

Zhang X A, Deng H L, 1991a. Activity-time budget of several flocking birds in alpine meadow in winter[J]. Alpine Meadow Ecosystem, 3:205-208. [张晓爱,邓合黎,1991a.高寒草甸地区几种聚群鸟冬季活动时间预算.高寒草甸生态系统,3:205~208.]

Zhang X A, Deng H L, 1991b. Primary analysis of clutch size and breeding strategy for passerine birds in alpine meadow[J]. Alpine Meadow Ecosystem, 3:189-197 [张晓爱,邓合黎,1991b.高寒草甸雀形目鸟类的窝卵数及其繁殖对策的初步分析.高寒草甸生态系统,3:189~197.]

Zhang X A, Deng H L, 1994. Comparative study on thermoregulation of three species passerine nestling in alpine meadow[J]. Zoological Research, 15(3):51-57. [张晓爱,邓合黎,1994.高寒草甸三种雀形目雏鸟热调节机制的比较研究.动物学研究,15(3):51~57.]

Zhang X A, Deng H L, 1995. The time allocation patterns of attending nest behavior in three species passerines[J]. Alpine Meadow Ecosystem, 4:107-116. [张晓爱,邓合黎,1995.三种雀形目鸟类伴巢行为的时间分配.高寒草甸生态系统,4:107~116.]

Zhang X A, Deng H L, Ling M, 1988. A comparative study of compositions of eggs of several altricial passerine birds in an alpine meadow[J]. *Acta Biologica Plateau Sinica*, **8**: 67 – 72. [张晓爱, 邓合黎, 林鸣, 1988. 高寒草甸几种晚成性鸟卵组成成分的比较研究. 高原生物学集刊, **8**: 67 – 72.]

Zhou L, 1986. An energy flow simula model of birds communities in the alpine meadow ecosystem[J]. *Acta Biologica Plateau Sinica*, **5**: 129 – 173. [周　立, 1986. 高寒草甸鸟类群落的能量流计算机模拟模型及应用程序. 高原生物学集刊, **5**: 129 – 173.]

Introduction of Avian Energetics

ZHANG Xiao-Ai　ZHAO Liang　KANG Ling

(*Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Sciences, Xining* 810001, *China* lzhao@mail.nwipb.ac.cn)

Abstract: The paper consists of three parts: ① the discipline structure—population energetics and ecological energetics; ② development history and the present status in China; ③ the scope of population energetics. The third part emphasizes estimating the energy demands of a population involving integrating individual energy demands with information on population size, structure, and dynamics. It includes individual metabolism, energetic equivalence of different activities, breeding energy and daily energy expenditure (DEE) and so on.

Key words: Bird; Energetics; Metabolic rates; Daily energy expenditure; Energy flow

《动物学研究》简介

《动物学研究》创刊于 1980 年。是中国科学院昆明动物研究所主办的向国内外公开发行的学报级学术性期刊。以报道我国动物学领域的新成果、新进展为己任，并为实施“科教兴国”和“可持续发展”战略，推动科技进步服务。21 年来，在各级领导和主办单位的关怀下，得到广大作者的支持，共出版正刊 91 期、增刊 12 期，发表论文 1848 篇。先后被评为中国科学院优秀期刊、表扬期刊；编辑部被评为中国科学院期刊工作先进集体。1996 年荣获云南省优秀科技期刊二等奖；2000 年荣获中国科学院优秀期刊三等奖。本刊在《中文核心期刊要目总览》中多次被列为动物学类核心期刊，在第 3 版中被确定为生物科学类的核心期刊；在中国科技信息研究所公布的“中国科技期刊引证报告”中，1999 年在 40 家生物类期刊中排名第 28 位，影响因子为 0.161；2000 年影响因子为 0.311。先后被《BA》(《生物学文摘》)、《ZR》(《动物学记录》)、《CA》(《化学文摘》)、《AE》(《昆虫学文摘》)、《PЖ》(俄罗斯《文摘杂志》) 以及《中国生物学文摘》、《中国医学文摘·基础医学》、《中国水产文摘》、《中国林业文摘》及《中国科技论文引文数据库》、《中国科学引文数据库》、《中文科技期刊数据库》、《中国学术期刊（光盘版）》等国内外有影响的文摘检索类刊物、数据库和光盘版所收录。本刊发行到国外的美国、英国、加拿大、澳大利亚等 11 个国家，同时与美、日、德、意和新西兰等 23 个国家和地区 75 个单位进行交换。

本刊辟有研究论文、综述、简报、通讯、书评等栏目，主要刊登动物学领域各分支学科有创新性的基础和应用基础研究报告；结合本人研究工作，反映国际最新研究水平的综述；研究简报、快报；新书评介等。近年发表论文中，动物生态学、进化生物学分别占 30% 以上。

本刊读者对象为科研机构、大专院校从事动物学研究、教学、资源和环境保护与管理的有关人员，也是从事生命科学、医学、农林牧渔等方面科研、教学和生产的有关人员的重要参考资料。

本刊自 1998 年由季刊改为双月刊，1999 年又由小 16 开改为大 16 开，增加了信息量，缩短了发表周期。2000 年 1 ~ 6 期平均发表周期为 262 天。本刊承诺，一般稿件可在 10 个月内发表，质量较高的稿件在 3 ~ 6 个月内发表。为利于国际交流，本刊鼓励作者用英文撰稿，并在同等条件下优先发表英文稿件。欢迎境内外动物学工作者踊跃赐稿。

本刊编辑部